Hippopotamus guldbergi n. sp. : révision du statut d'*Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883, après plus d'un siècle de malentendus et de confusions taxonomiques

William FOVET
Département d'Études allemandes et scandinaves,
Faculté des Langues, Université Lumière-Lyon 2,
5 avenue Pierre Mendès-France, F-69676 Bron cedex (France)
william.fovet@univ-lyon2.fr

Martine FAURE
Faculté d'Anthropologie, Université Lumière-Lyon 2,
et UMR CNRS 5276,
Laboratoire de Géologie de Lyon : Terre, Planètes, Environnement,
Université Claude Bernard-Lyon I/ENS Lyon,
27-43 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cedex (France)
martine.faure@mom.fr

Claude GUÉRIN
UMR CNRS 5276,
Laboratoire de Géologie de Lyon : Terre, Planètes, Environnement,
Université Claude Bernard-Lyon I/ENS Lyon,
27-43 boulevard du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cedex (France)
claude.guerin@univ-lyon1.fr

Fovet W., Faure M. & Guérin C. 2011. — *Hippopotamus guldbergi* n. sp : révision du statut d'*Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883, après plus d'un siècle de malentendus et de confusions taxonomiques. *Zoosystema* 33 (1) : 61-82. DOI: 10.5252/z2011n1a3.

RÉSUMÉ

Après une brève notice sur son auteur, dont l'œuvre scientifique est actuellement mal connue, nous publions la première traduction intégrale en français de la description originale de l'hippopotame holocène disparu *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883. Cette dernière est écrite en riksmaal, ancienne langue norvégienne inaccessible à la plupart des paléontologues. Nous en donnons un commentaire mammalogique prouvant que le spécimen décrit par Guldberg appartient en réalité à l'autre espèce malgache de petit hippopotame holocène, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868. Depuis la publication du texte de Guldberg, une confusion initiale a été propagée dans de nombreux travaux, avec d'importantes conséquences en taxonomie. Ainsi, C. J. F. Major a décrit en 1902 comme *H. madagascariensis* Guldberg, 1883 un nouveau squelette malgache qui est bien différent de *H. lemerlei*. Mais *H. madagascariensis* n'étant qu'un nom de remplacement de *H. lemerlei*, il n'est donc pas utilisable, de ce fait nous proposons le nouveau nom d'*Hippopotamus guldbergi* pour désigner l'espèce décrite en 1902 par C. J. F. Major.

MOTS CLÉS
Mammalia,
Hippopotamus madagascariensis,
Madagascar,
Holocène,
espèce nouvelle.

ABSTRACT
Hippopotamus guldbergi *n. sp.: revision of the status of* Hippopotamus madagascariensis *Guldberg, 1883, after more than a century of misunderstanding and taxonomical confusions.*
After a short notice upon its author, whose scientific works are presently rather unknown, we publish the first complete translation in French language of the original description of the extinct Holocene *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883, which was published in Riksmaal, an ancient Norvegian language incomprehensible for most palaeontologists. We provide a mammalogical comment of that description, showing that the Guldberg's specimen actually pertains to the other small species of Holocene Malagasy hippo, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868. Since Guldberg's publication, that initial confusion was spread in many scientific works and has important taxonomical consequences. Thus, in 1902, C. J. F. Major described under the name *H. madagascariensis* Guldberg, 1883 a new Malagasy skeleton which is quite different from *H. lemerlei*. But because *H. madagascariensis* is no more than a replacement name for *H. lemerlei*, it is not usable. We then propose the new name *Hippopotamus guldbergi* to designate the species described in 1902 by C. J. F. Major.

KEYWORDS
Mammalia,
Hippopotamus madagascariensis,
Madagascar,
Holocene,
new species.

INTRODUCTION

La faune subfossile malgache, dont l'âge est essentiellement holocène, compte environ 25 espèces disparues de grands mammifères (Guérin 2002). Parmi elles figurent trois espèces du genre *Hippopotamus* Linnaeus, 1758 : *H. lemerlei* Grandidier, 1868, *H. madagascariensis* Guldberg, 1883, toutes deux relativement petites (un adulte n'atteignait pas 500 kg), et *H. laloumena* Faure & Guérin, 1990, plus grande. *Hippopotamus laloumena* est d'une taille proche de celle des plus petits *H. amphibius* Linnaeus, 1758 actuels d'Afrique, il est donc nettement plus gros que ses deux congénères et ne saurait être confondu avec eux. En revanche *H. lemerlei* et *H. madagascariensis*, dont la taille est voisine, sont plus difficiles à distinguer l'un de l'autre.

Hippopotamus lemerlei a été décrit en 1868, à partir de restes découverts à Ambolisatra, sous une forme identique à la fois dans les *Annales des Sciences naturelles* (A. Grandidier 1868) et les *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* (Milne Edwards 1868). *Hippopotamus madagascariensis* a été décrit en 1883 dans la revue *Christiania Videnskabsselskab forhandlinger*, éditée à Christiania, l'actuelle Oslo. Cette description a été faite sur du matériel récolté dans la région d'Antsirabé.

Ces deux espèces ont fait l'objet d'une importante révision par Stuenes en 1989. Ce travail est une étude comparative détaillée de leur anatomie crânienne, qui traite aussi de leur extension géographique et de leur position systématique.

Mais d'une manière générale, de nombreux auteurs se sont heurtés au problème de la distinction de ces deux espèces, comme on le verra dans la partie « Commentaire taxonomique » du présent article. La difficulté réside d'abord dans le fait que *H. madagascariensis* est beaucoup plus rare que *H. lemerlei*, et surtout que sa description originale a été publiée en riksmaal, l'un des deux standards écrits à l'époque en Norvège, ce qui la rend inaccessible à la plupart des paléontologues. Depuis 1883, cette difficulté linguistique est à l'origine d'une grande confusion taxonomique, car presque tous les auteurs travaillant sur les subfossiles malgaches ont utilisé le taxon *madagascariensis* sans en avoir jamais pu lire la description originale. Le meilleur exemple est donné par Guillaume Grandidier, qui loue la « savante description de l'*H. madagascariensis* », sans s'apercevoir qu'elle concerne en fait l'espèce

lemerlei, définie par son père Alfred (G. Grandidier 1905b: 49).

Avant de revoir le statut de *H. madagascariensis*, nous donnons la traduction intégrale du texte originel de Guldberg (1883), précédée d'une brève présentation de ce dernier.

GUSTAV ADOLF GULDBERG, UN ZOOLOGISTE NORVÉGIEN

Fils de pasteur, Gustav Adolf Guldberg, né en 1854, entame des études de théologie qu'il abandonne en dépit de la pression familiale. Il se consacre alors à la médecine, mais est contraint de subvenir à ses besoins en enseignant jusqu'en 1879, année où il est nommé à titre temporaire conservateur au Musée zootomique de Christiania, aujourd'hui Musée zoologique de Tøyen. Il obtient sa licence de médecine en 1881, ce qui lui permet d'occuper à titre permanent son poste de conservateur. Les mois qui suivent sont marqués par des séjours à Stockholm, Uppsala puis dans le Finnmark, où la chasse à la baleine lui permet d'étudier différentes espèces de cétacés. Avant d'obtenir son titre de docteur en médecine en 1887, il voyage en Europe, rencontre des anatomistes et histologistes célèbres, dont le darwinien Ernst Haeckel à Iéna. Nommé à titre temporaire professeur d'anatomie à l'Institut Carolin de Stockholm en 1887, il décline l'offre d'une chaire d'anatomie auprès de ce même institut pour accepter en 1888 celle que lui propose l'Université de Christiania. Il occupera ce poste jusqu'à sa mort, en 1908.

Un premier travail, rédigé en allemand en 1885, sur le système nerveux central des cétacés mysticètes, lui vaut la médaille d'or du prince héritier. Sa thèse de doctorat est une étude comparative histo-anatomique de l'organisation d'une petite zone du cortex cérébral. En collaboration avec son compatriote Fridtjiof Nansen, Guldberg entreprend une série de recherches sur l'embryologie des cétacés. Ils établissent ensemble l'existence de rudiments de membres postérieurs chez les embryons de marsouins, découverte qui fait sensation sur le plan international, puisqu'elle apporte un nouvel argument au débat scientifique de l'époque sur la théorie de l'évolution.

Bien que profondément religieux, Guldberg sut concilier sa foi et la théorie darwinienne de l'évolution. Son petit ouvrage sur *Le darwinisme et sa portée* (« Darwinismen og dens Rækkevidde »), publié en 1890, a connu un succès considérable. Il poursuivit seul ses recherches embryologiques sur les cétacés ; plusieurs de ses publications dans des revues de langue anglaise ou allemande sont encore citées (Walløe L., *Store norske leksikon*, www.snl.no).

TRADUCTION INTÉGRALE DE LA DESCRIPTION ORIGINALE D'*HIPPOPOTAMUS MADAGASCARIENSIS* GULDBERG, 1883

Nous nous sommes efforcés de rester le plus près possible du texte de G. A. Guldberg. Nous avons respecté en la traduisant la terminologie anatomique qu'il employait, et souvent noté entre parenthèses la nomenclature latine qu'il utilisait abondamment. Nous avons précisé entre crochets la nomenclature anatomique actuelle officielle publiée par O. Schaller (2007), dont une édition antérieure a été francisée par R. Barone (1996).

Les planches I et II de Guldberg correspondent respectivement à nos figures 1 et 2.

RECHERCHE SUR UN HIPPOPOTAME SUBFOSSILE DE MADAGASCAR

G. A. Guldberg, 1883. Undersøgelser over en subfossil flodhest fra Madagascar, *in Christiania Videnskabsselskab forhandlinger* 6: 1-24, 2 pls.

L'an dernier le Dr Borchgrevink a fait don au Musée zoologique de l'Université d'un spécimen extrêmement curieux et intéressant, le squelette partiel, dont le crâne bien conservé, d'un hippopotame subfossile qu'il avait fait exhumer d'un marécage d'altitude avant son retour.

Selon le Dr Borchgrevink, qui a prononcé une conférence l'an dernier sur cette trouvaille, les premières traces de cette espèce subfossile d'hippopotame ont été trouvées par le Français Grandidier, qui avait quitté l'île en 1870 après un séjour de 7 ans. Au

terme d'un examen préliminaire, Grandidier avait donné le nom d'espèce *lemerlei* (d'après le Français Lemerle établi comme négociant à Tuléar sur la côte ouest, et mort en 1874), ce qui avait fait l'objet d'une courte notice à l'Académie des Sciences de Paris par le Professeur A. Milne-Edwards en 1868 (*Comptes-Rendus*), reprise dans les *Annales des Sciences naturelles* V[e] série, Zoologie, t. X, p. 375-376 en 1868.

En 1880-81 un scientifique allemand, le Dr Hildebrandt, avait séjourné à Madagascar et recueilli des fossiles de ce curieux hippopotame mais pas de crâne ni rien d'aussi complet que l'exemplaire qui appartient à notre musée.

Grandidier a trouvé ses fossiles à Ambolisatra sur la côte Ouest de Madagascar. L'exemplaire envoyé par Hildebrandt dans sa patrie et celui qui nous a été donné par le Dr Borchgrevink proviennent de la partie centrale du Haut-Plateau intérieur de Madagascar, à 5000 pieds d'altitude et par 19° de latitude sud. Ils ont été découverts dans un marécage dont la vase est formée de sédiments d'origine thermale qui ont jailli en différents endroits au fond d'une vallée étroite où se trouvent les marécages.

Les squelettes, à l'extraction desquels le Dr Borchgrevink a assisté, étaient couchés horizontalement et deux d'entre eux étaient si proches l'un de l'autre que les animaux avaient dû s'allonger côte à côte. Certains étaient à 8 pieds sous la surface de l'eau, d'autres moins profond, mais tous gisaient dans le même sédiment. L'exemplaire de notre musée a été découvert au début du mois d'août 1880, et exhumé par des bagnards de Sirabé à l'instigation du Dr Borchgrevink et du pasteur Rosaas. Il était couché à côté des restes d'un autre animal et on pouvait craindre des mélanges, mais ce n'a été le cas que pour quelques vertèbres et un calcanéus supplémentaire. Ces beaux éléments de squelette, bien conservés, sont d'autant plus intéressants qu'auparavant nous avions reçu du Dr C. I. Guldberg, médecin-missionnaire à Madagascar, des dents et des os d'un animal reconnu comme hippopotame mais sur lequel nous n'avions pas de connaissances plus approfondies.

Aucun schéma ni figuration n'ayant été publié [il n'existe que la description faite par Milne-Edwards dans les deux brefs articles précités], il était intéressant d'apporter une contribution à la connaissance de cette forme presque inconnue. Je présente donc deux dessins d'après nature du crâne [Figs 1 ; 2], ainsi qu'une description et des mesures de ce squelette et d'autres pièces appartenant au Musée zoologique.

Les parties du squelette léguées par le Dr Borchgrevink sont les suivantes :
– le crâne est le plus complet de tous ceux connus. Il lui manque la crête lambdoïde supérieure et la crête sagittale [externe], une partie du pariétal gauche amputé lors de l'exhumation avec un outil tranchant, une partie insignifiante du pariétal droit. Il manque aussi la canine supérieure droite avec une partie de l'alvéole et une partie de sa tubérosité ;
– à la mâchoire inférieure, il manque deux incisives et la P/2 gauche ;
– il n'y a pas de P1/1 car l'individu est âgé ;
– 4 vertèbres cervicales, dont l'atlas et l'axis entiers, et les 3[e] et 5[e] en mauvais état ;
– 1 vertèbre dorsale de la partie moyenne de la colonne vertébrale ;
– 2 vertèbres lombaires (L3 et L4) ;
– le sacrum sans ses trois dernières vertèbres ;
– le sternum incomplet en arrière ;
– 8 côtes dont 3 subcomplètes et une abîmée ;
– 2 scapulas, droite et gauche ;
– 2 humérus, idem ;
– 2 avant-bras [radius-ulnas], idem ;
– l'os pelvien [coxal] assez endommagé dans sa partie gauche ;
– 2 fémurs, droit et gauche ;
– 2 tibias, idem ;
– 2 calcanéus, idem plus un isolé ;

Les os et les dents envoyés par le Dr C. I. Guldberg proviennent de plusieurs individus. Il s'agit de :
– 3 petits fragments de mandibules avec les dents, ayant appartenu à des animaux relativement jeunes ;
– les deux incisives mésiales et la canine droite d'une mandibule ;
– 1 astragale [talus] (gauche) et quelques phalanges ;
– 1 olécrâne coupé et la partie distale d'un avant-bras droit ;
– 3 fragments endommagés de côtes.

Il y a aussi des os du membre supérieur [thoracique] d'un oiseau géant (*Aepyornis*).

Pour examiner cet hippopotame, la comparaison avec les hippopotames actuels sera du plus grand intérêt.

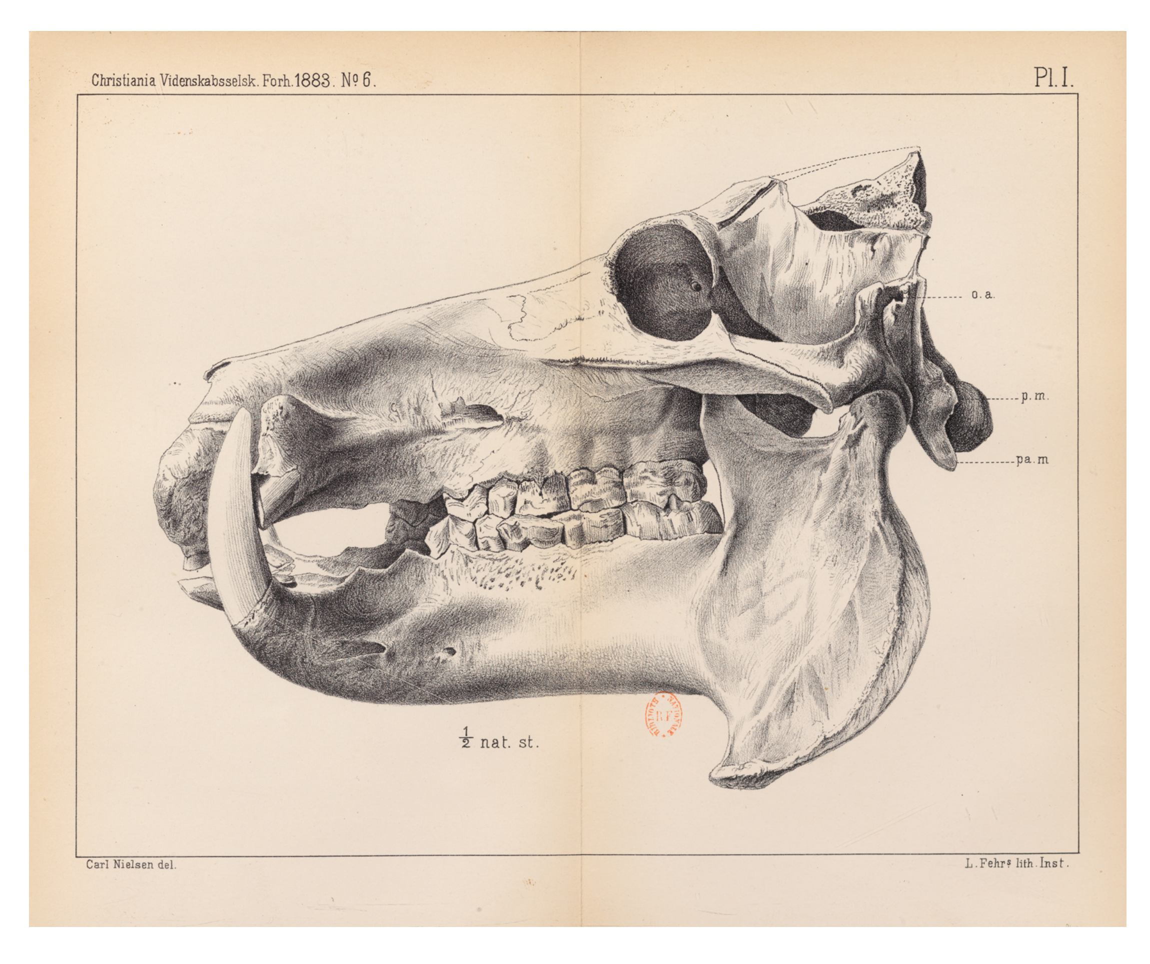


Fig. 1. — L'hippopotame de Guldberg, crâne, vue latérale. Repris de la planche I de Guldberg (1883).

Crâne

En vue latérale [Fig. 1], le contour supérieur depuis l'orbite jusqu'à l'extrémité du nasal est presque rectiligne, avec seulement une courbure au milieu de la face [chanfrein]. Il descend vers l'extrémité rostrale du crâne, si bien que la hauteur du sommet du crâne au niveau des canines (sans tenir compte de la mandibule) est sensiblement inférieure à la hauteur entre les orbites ; c'est caractéristique par rapport aux deux espèces actuelles chez qui ces hauteurs sont à peu près identiques.

La région située entre les orbites est presque plane avec un léger relief médian, suivi d'une légère concavité sur les côtés et vers le bas. La voûte des orbites ne dépasse que de très peu le niveau du plan interorbitaire. Chez *H. amphibius* la partie interorbitaire très enfoncée, la fosse frontale, est beaucoup plus basse que les bords des orbites, alors que c'est l'inverse chez *Ch. liberiensis*.

En vue frontale la largeur minimale de la boîte crânienne (*lacunar cranii*) dépasse de loin la largeur de la partie la plus rétrécie de la face (0,085 m contre 0,050 m) ; c'est l'inverse pour *H. amphibius* ; chez *Ch. liberiensis* les deux largeurs sont à peu près identiques.

Les tubérosités typiques des hippopotames et le fort élargissement de la partie rostrale de la face par rapport à la largeur bizygomatique (0,189 m contre 0,247 m) sont bien plus réduits chez la forme malgache que chez *H. amphibius* (0,303 m contre

0,394 m), sur ce plan notre fossile se rapproche davantage de *Ch. liberiensis*.

L'orbite est en arrière de la M3/, son bord rostral est à peu près au niveau de M2/.

La tête osseuse est constituée de deux parties inégales, la face représente les 9/16 de la longueur totale. Chez *H. amphibius* la face représente 3/5 de la longueur, et chez *Ch. liberiensis* la moitié. Sous ce rapport le fossile malgache se rapproche davantage de *H. amphibius*.

Comme le mentionne Milne Edwards, la partie médiane du crâne a l'allure d'un tétraèdre oblique dont les limites sont formées par des crêtes frontales [lignes temporales] tranchantes qui arrivent à l'orbite.

Les fosses temporales sont très profondes comme chez *H. amphibius*. La crête lambdoïde [nuchale] est très proéminente. La partie la plus resserrée de la boîte crânienne se trouve en avant du point où les lignes temporales fusionnent.

La partie la plus étroite de la face se situe à peu près entre les orbites et l'ouverture nasale, un peu avant le foramen infra-orbitaire. L'ouverture osseuse du nez est bien plus circulaire qu'ovale.

En vue rostrale l'orbite n'est pas fermée. Alors que Milne Edwards précise que l'espace ouvert entre le processus frontal de l'os zygomatique et le processus post-orbitaire [zygomatique] de l'os frontal représente plus du 1/7 de la périphérie de l'orbite, il n'en constitue que le 1/8 chez notre spécimen.

L'orbite est tournée latéralement et en partie vers l'avant. Son plafond forme une voûte régulière dont le rayon se réduit dans sa partie caudale.

Le bord rostral légèrement dentelé est formé par le lacrymal, il comporte une incisure dans ses parties supérieure et inférieure. Le bord orbitaire inférieur est plus droit que courbe. Alors qu'en avant il se raccorde au bord rostral par une faible courbure, en arrière il prend une courbure très prononcée pour devenir presque rectiligne une fois arrivé au processus frontal de l'os zygomatique, qui monte abruptement et est très mince.

L'orbite présente deux foramens ethmoïdaux, l'un près du bord postérieur du plafond orbitaire, l'autre sur la paroi médiale, dirigé vers le foramen optique qui est aussi grand. Juste en dessous et en arrière du foramen optique se trouve un grand trou plus ou moins quadrangulaire qui correspond au foramen orbito-rond (*fissura orbitalis inferior*).

La largeur maximale du crâne se situe aux arcs zygomatiques qui sont très saillants latéralement ; leur partie la plus proéminente est juste en arrière de l'os zygomatique. Si on relie par une droite ces parties les plus saillantes, cette ligne tombe en avant du foramen ovale, dont le contour n'est pas intégralement conservé. Il en est de même chez *H. amphibius* alors que chez *Ch. liberiensis* cette ligne passe bien plus en avant et au-dessus de l'extrémité caudale du vomer.

La suture temporo-zygomatique est très visible sur l'arc zygomatique, elle a le même dessin que chez *H. amphibiu*s avec un parcours d'arrière en avant et du bas vers le haut, et un relèvement plus fort à ses deux extrémités. L'arc zygomatique présente dans son parcours d'arrière en avant une très faible montée du bas vers le haut, avec un bord inférieur légèrement en S, elle n'est pas aussi inclinée que chez *Ch. liberiensis* où elle monte beaucoup plus fortement. Sur la face latérale de l'os zygomatique s'élève une crête très peu prononcée en arrière, qui est presque parallèle à la suture temporo-zygomatique ; elle est horizontale vers l'avant, et de plus en plus proéminente, avec un maximum en avant de l'angle rostral de l'orbite [angle médial de l'œil] où elle se perd rapidement pour disparaître complètement. Au-dessous de cette crête se présente un renfoncement oblong. Le processus post-orbitaire [processus frontal de l'os zygomatique] s'érige verticalement comme une petite pointe conique presque horizontale en direction de son pendant issu de l'os frontal. L'espace ouvert entre ces processus est bien plus petit que son homologue chez *Ch. liberiensis*, il est intermédiaire entre ceux de *H. amphibius* et de *Ch. liberiensis*.

Les os pariétaux sont si intimement soudés avec les os voisins qu'aucune suture n'est visible. Ils forment dans leur limite réciproque une forte crête sagittale externe, cassée sur notre exemplaire.

Les os frontaux portent deux crêtes tranchantes, les lignes temporales, orientées vers les orbites dans le toit desquelles elles se perdent. Sur la ligne médiane s'élève aussi une petite crête qui diminue de l'arrière vers l'avant et qui disparaît au-dessous de la pointe la plus caudale du nasal. De chaque côté de cette petite crête médiane existe une petite

concavité, la fosse frontale, qui passe sans limite nette au toit voûté de l'orbite.

La crête sagittale externe et la partie caudale de l'os frontal sont cassées sur l'exemplaire décrit, mais sur la face cassée du frontal on observe trois grands foramens qui conduisent dans des anfractuosités osseuses, cavités qui forment les sinus frontaux typiques de l'espèce. Il y a là un rapprochement avec *Ch. liberiensis* qui a de très grands sinus frontaux, alors qu'ils sont absents chez *H. amphibius*.

Les os nasaux, comme chez *H. amphibius*, sont longs et minces et n'ont qu'un très faible élargissement vers l'arrière. Leur extrémité caudale arrive à la hauteur de la moitié rostrale de l'orbite, et leur élargissement se situe au niveau de l'angle médial de l'œil ; plus en avant les bords latéraux convergent et deviennent vite parallèles.

La face supérieure du crâne est plus plane que chez *H. amphibius*. Sa partie la plus convexe transversalement est au tiers moyen.

L'os lacrymal est relativement grand et large dans sa partie faciale, ses bords latéraux convergent vers l'orbite dont ils forment le bord antérieur rugueux, muni d'une incisure supérieure et d'une autre, inférieure. Il est en rapport avec l'os nasal par son bord médial sur à peu près 1/6 de sa longueur. À cet égard notre espèce malgache se distingue nettement de *Ch. liberiensis* chez qui les os lacrymal et nasal sont séparés par une expansion rostrale de l'os frontal.

La suture lacrymo-maxillaire est en S ; elle se situe en avant de la partie rostrale de l'os zygomatique, à l'inverse de *H. amphibius*. La face orbitaire (*pars orbitalis*) est petite et possède un petit foramen.

Le maxillaire qui constitue la plus grande partie de la face est caractéristique avec sa partie resserrée en son milieu, formée d'une concavité profonde à partir de laquelle, vers l'avant, se dresse le gros alvéole de la canine avec une forte protubérance de 30 mm de hauteur. Le foramen sous-orbitaire ovale et triangulaire (15 mm de hauteur) est situé à peu près au fond de la concavité, au-dessus de la 3e prémolaire supérieure.

Ce resserrement au milieu et ce fort élargissement aux deux extrémités de la face, conditionnés par la forme particulière de la mâchoire supérieure, sont certes communs aux Hippopotamidés mais le fait que la largeur de la partie la plus étroite de la boîte crânienne est de beaucoup supérieure à la partie la plus resserrée de la face est une particularité dominante de l'espèce malgache, qui la distingue de ses deux parents africains, ce qui avec d'autres particularités peut sans doute être présenté comme un caractère générique.

L'intermaxillaire ou prémaxillaire [os incisif] présente à son extrémité rostrale la tubérosité caractéristique de l'espèce, avec une légère divergence vers l'avant. Une incisure sépare largement dans leur partie antérieure les bords médiaux des deux os incisifs, puis se rétrécit et rejoint les foramens incisifs. Le bord rostral, entre les deux I1/, est crénelé comme chez *H. amphibius*, alors que *Ch. liberiensis* montre un bord plus courbé sur le modèle de celui de la plupart des autres mammifères. Avec les os nasaux, les os incisifs délimitent l'ouverture nasale rostrale et la suture naso-incisive représente le tiers de la longueur totale de l'os nasal. Les foramens incisifs ([Fig. 2, f. inc.]) sont assez grands, ovales ; latéralement à eux se trouvent deux foramens plus petits, de chaque côté, reliés entre eux par un demi-canal.

La face nuchale du crâne ou écaille occipitale (*pars squamosa ossis occipitis*) est concave verticalement, convexe transversalement dans sa partie médiane, et passe vers l'extérieur en une concavité de chaque côté de la crête lambdoïde. À sa périphérie, l'écaille occipitale forme, avec l'os pariétal et une partie du temporal, une crête nuchale transversale très proéminente, aboutissant au-dessus et en arrière de la fosse glénoïdale à une éminence triangulaire avec le processus mastoïde du temporal (*pars mastoidea ossis temporis*) [Figs 1 ; 2, p. m.], pour passer ensuite en descendant dans les processus paroccipitaux [paramastoïdes, ou jugulaires et paracondylaires] [Figs 1 ; 2, pa. m.] qui sont légèrement convergents et longs d'environ 25 mm. Ces derniers sont relativement grands (plus grands que chez les hippopotames africains actuels), ils ont une base large, rétrécissent fortement dans leur moitié inférieure libre et dépassent ventralement les condyles occipitaux. Le foramen magnum forme un ovale horizontal. Le foramen condylaire antérieur (*foramen condyloideum anterius*) [Fig. 2, f. c.] [canal condylaire], est relativement grand, du côté droit il est partagé en deux par une paroi osseuse.

Le condyle occipital a une surface articulaire relativement large vers le haut mais se rétrécissant fortement vers le bas.

L'occipital est solidement soudé à l'os sphénoïde postérieur; la soudure est marquée par deux proéminences rugueuses [les tubercules musculaires droit et gauche]. Les sutures entre les os qui forment l'enveloppe ventrale de l'encéphale ont par ailleurs disparu presque partout sur l'exemplaire décrit puisqu'il est très âgé.

Les ouvertures auriculaires [Fig. 1, o. a.] [méat acoustique externe] sont rondes-ovales et relativement grandes, à peu près de la même taille que sur l'exemplaire de *H. amphibius* de notre musée.

Comme chez les autres membres de cette famille, la partie mastoïde du temporal (*pars mastoidea ossis temporis*) [processus mastoïde] est très étroite, assez rugueuse, elle forme avec les parties latérales et l'occipital une proéminence triangulaire au-dessus du processus jugulaire, comme décrit plus haut [Figs 1; 2, p. m.].

La fosse mandibulaire (*fossa articularis s. glenoidalis*) est très peu profonde, concave en direction oblique d'arrière en avant et médio-latéralement, plane dans sa partie médiane, convexe transversalement. Le processus post-glénoïde (*processus postglenoidalis*) [rétroarticulaire] est épais et large, à l'intérieur de celui-ci on voit le foramen stylomastoïdien.

La partie tympanique est représentée à la base du crâne presque entièrement par la bulle tympanique [os tympanique] , qui est très riche en logettes séparées par des parois osseuses très minces. Il est impossible de décrire sa forme globale à cause de l'endommagement du spécimen à cet endroit. Son axe longitudinal est oblique vers l'avant et médialement. Il est séparé de la partie basilaire de l'os occipital et du corps de l'os basisphénoïde par de grands foramens qui forment un vaste trou déchiré (*foramen lacerum*) [fissure tympano-occipitale étendue entre le foramen jugulaire et le trou déchiré] continu en forme de demi-lune, correspondant aux *foramen lacerum posticum* et *anticum* ainsi qu'à la fenêtre ovale de l'être humain, c'est une autre particularité commune aux hippopotames actuels.

Les choanes (*choanae narium posteriores*) ont une forme plutôt quadrangulaire. L'incisure palatine [épine nasale caudale] rétrécit vers l'avant et n'atteint pas les molaires postérieures. Les petits crochets ptérygoïdiens (*hamuli pterygoidei*) sont arrachés ainsi que la plus grande partie de la lamelle verticale des vomers [lame perpendiculaire des os palatins].

Le palais osseux (*palatum durum*) est presque plan dans sa partie caudale; une légère crête marque la suture palatine médiane, qui dans la partie intermaxillaire se transforme en une dépression.

On observe de petits foramens palatins le long du bord alvéolaire lingual des molaires.

Les rangées dentaires convergent vers l'avant, ce qui est dû au rétrécissement de la face depuis l'orbite jusqu'à l'avant du foramen infra-orbitaire. Ensuite le palais s'élargit à nouveau, atteint sa largeur maximale entre les deux canines, après quoi il se rétrécit un peu, limité par les incisives cylindriques. La distance entre les deux I1/ est plus importante que la distance entre la base des deux M3/.

La mandibule

La mandibule est assez grande et robuste comme chez les formes actuelles. Le condyle, relativement petit, porte une surface articulaire fortement inclinée médialement et vers le bas, le processus coronoïde est puissant et large; le bord caudal de la branche montante et l'angle de la mandibule se déportent fortement en direction latérale, si bien que l'écart entre les deux angles est beaucoup plus important que la largeur de la mâchoire inférieure au niveau des canines (265 mm contre 182 mm) et dépasse sensiblement les mêmes cotes chez *H. amphibius*, se rapprochant beaucoup plus de *Ch. liberiensis* sous ce rapport. La longueur de la symphyse [synostose intermandibulaire] est à peu près égale à la distance entre les bords mésiaux des alvéoles des canines. C'est au-dessous des alvéoles des incisives que débouche le canal mandibulaire (*canalis alveolaris inferior*) par trois grands trous mentonniers de chaque côté, de même que la face latérale de l'alvéole de la canine présente aussi un à plusieurs foramens de ce genre.

Le trou mentonnier le plus caudal est ovale (16 mm de hauteur, 8 mm de largeur) et situé presque à hauteur du bord alvéolaire jugal.

La branche montante [branche] est concave sur ses faces latérale et médiale; dans sa partie caudale, sur sa face latérale et à proximité de son bord postérieur,

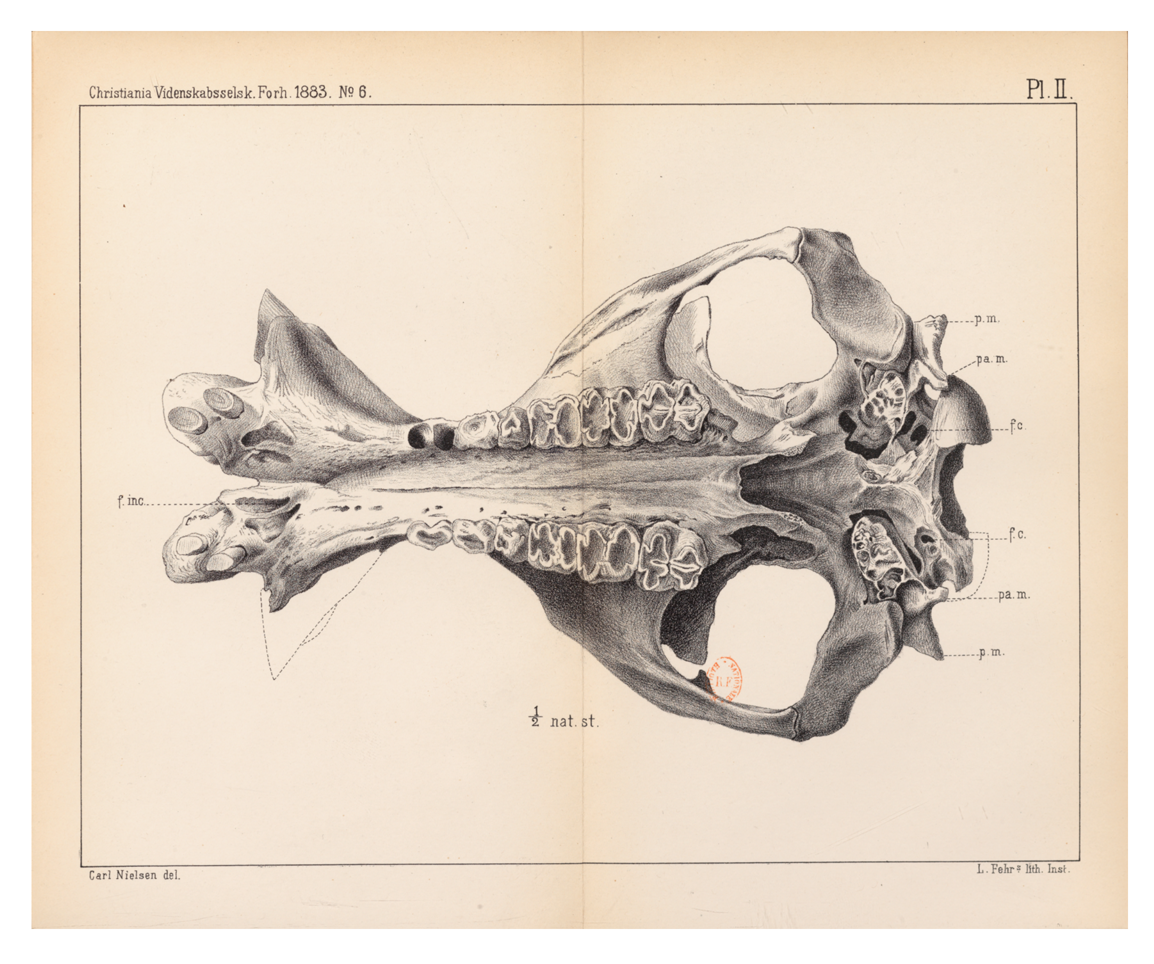


FIG. 2. — L'hippopotame de Guldberg, crâne, vue ventrale. Repris de la planche II de Guldberg (1883).

elle présente une faible crête presque parallèle à ce dernier, caudale à l'insertion du muscle masséter.

LE SYSTÈME DENTAIRE

La formule dentaire générale du groupe des tétraprotodontes au sein de la famille des Hippopotamidae est tout à fait évidente chez notre espèce malgache. Elle est plus étroitement liée à *H. amphibius* qu'à *Ch. liberiensis* en ce sens qu'on n'y trouve guère de trace de la prémolaire [la plus antérieure] tombée vraisemblablement déjà très tôt. Le nombre des dents jugales persistantes reste ainsi 6 sur 6 de chaque côté.

Les quatre incisives de la mâchoire supérieure, dont le diamètre transversal est de 11 mm et le diamètre antéro-postérieur de 13 mm, sont presque cylindriques avec des surfaces d'occlusion usées obliquement vers l'arrière et vers le haut. Elles sont à peu près aussi grandes les unes que les autres en section ; les extérieures étant un peu plus longues que les intérieures avec une pointe émoussée sur le bord antérieur de la surface d'occlusion ; le bord antérieur forme une courbe assez faible de la base à la pointe. À la base elles sont un peu plus épaisses qu'à l'extrémité.

La canine gauche (la droite fait défaut sur le crâne décrit) de la mâchoire supérieure ne dépasse le bord alvéolaire que de quelques millimètres ; sa surface d'occlusion lisse et régulièrement usée est tournée presque directement vers l'avant et faiblement vers

le haut ; elle a la forme d'un rein humain coupé en long avec le hile tourné vers le bas. Mais sa partie intérieure est plus grande et plus large que l'extérieure, qui est plus pointue. La surface d'usure forme un angle de 45° avec l'axe longitudinal. La rainure du dessous de la dent semble moins profonde et moins en V que ce qu'on peut observer chez les hippopotames actuels.

On peut noter comme particularité que la pointe de la canine supérieure n'atteint pas, et de loin, la base apparente de la canine inférieure, ce qui est exactement le cas chez *Ch. liberiensis*.

Sur le bord alvéolaire de la mâchoire supérieure, à environ 2,5 cm des canines, il y a une faible proéminence qui indique vraisemblablement l'endroit où se trouvait la première prémolaire, son homologue se trouve aussi sur la mâchoire inférieure.

Les trois prémolaires de la mâchoire supérieure sont de plus en plus grosses de l'avant vers l'arrière, avec des surfaces triturantes simples, quadratiques et usées, qui ont une forme plus oblongue sur les deux prémolaires les plus antérieures, plus quadratique sur la dernière, pour laquelle les bords sont plus déprimés aussi bien sur le côté labial que sur le côté lingual, ce qui donne une amorce de synclinal vertical sur le modèle de celui des vraies molaires.

La rangée des trois molaires a une largeur augmentant de l'avant vers l'arrière, si bien que les bords latéraux de toute la rangée des molaires sont divergents de l'avant vers l'arrière. Les molaires possèdent des synclinaux sur les côtés, si bien que la table d'usure a cet aspect complexe caractéristique de la famille des hippopotames. Étant donné que l'exemplaire présent est un individu très vieux, les surfaces triturantes fortement usées de chaque dent forment une figure doublement quadratique avec des angles arrondis, lesquels n'ont conservé leur forme pointue que sur la dernière molaire, preuve que celle-ci est plus jeune que les autres.

Si l'on considère la rangée dentaire dans son ensemble, elle est faiblement convergente vers l'avant, et si l'on prolonge vers l'avant la ligne qu'elle constitue, celle-ci arrive en deçà des deux I1/.

De par cette convergence, la forme malgache est liée plus étroitement à *H. amphibius* qu'à *Ch. liberiensis* chez qui la rangée dentaire montre une divergence vers l'avant et où la prolongation de la ligne arrive en dehors des deux I2/.

Les incisives de la mâchoire inférieure sont cylindriques, sur l'exemplaire décrit il manque l'extérieure gauche et l'intérieure droite. Le diamètre de la médiane est de 16 mm, celui de l'extérieure de 10 mm. Elles sont couchées plutôt horizontalement et ne présentent par ailleurs aucun caractère particulier.

Les deux incisives médianes isolées, qui se trouvaient parmi les autres fragments, montrent une section plus ovale et sont faiblement courbées dans le sens de la longueur. La surface d'usure est oblique dans le sens de la longueur de la dent.

Les canines, puissantes, triangulaires en section et régulièrement curvilignes dans le sens de la longueur, forment avec leur bord antérieur convexe un arc de cercle continu avec la partie alvéolaire [incisive] de la mâchoire inférieure. Elles sont nettement cannelées et possèdent, comme chez les autres espèces de la même famille, des rainures larges et peu profondes sur leur côté interne antérieur. La face externe est tournée directement vers l'extérieur, et la face postérieure avec le biseau d'usure ovale de 67 mm de longueur et 21 mm de largeur, plan et poli, est tournée directement vers l'arrière. La partie de la face postérieure située entre la surface d'usure et le bord alvéolaire n'est que faiblement concave, et les bords intérieur et extérieur forment pratiquement un angle droit, à la différence du bord antérieur assez fortement convexe.

Les trois prémolaires ont comme leurs homologues de la mâchoire supérieure une surface triturante [face occlusale] oblongue quadratique, usée, et sur la prémolaire du fond on peut voir une amorce de rentrant. Les couronnes se rétrécissent un peu vers le haut.

Sur les M/1 et M/2, l'usure est si avancée que le dessin de leur surface triturante a perdu sa forme caractéristique en trèfle. Les surfaces creuses entre les plis d'émail se confondent et ne montrent sur les côtés que quelques rentrants. La première molaire est plus petite que la deuxième, et celle-ci que la troisième.

Sur la surface triturante de la 3e molaire, qui est la plus grande, on observe nettement des dessins qui ressemblent à une feuille de trèfle. Le nœud postérieur

[tubercule distal] impair est aussi relativement usé si bien que la table d'usure forme un carré irrégulier, avec des plis faiblement prononcés.

Sur les autres fragments isolés d'une mâchoire inférieure, on voit que sur les première et deuxième vraies molaires il y a aussi la trace d'une nodosité [tubercule] postérieure impaire, qui a complètement disparu du fait de l'usure sur l'exemplaire décrit ci-dessus.

D'une manière générale, l'espèce malgache, en ce qui concerne son système dentaire, est plus proche du grand hippopotame africain que du petit hippopotame du Libéria, ce qui s'observe dans les caractéristiques suivantes : la première prémolaire tombée prématurément, la proéminence insignifiante des canines hors de leur alvéole et leur rapport avec leurs homologues de la mâchoire inférieure, la convergence vers l'avant des rangées des dents jugales de la mâchoire supérieure et leur faible écartement.

Le tronc

À partir des 7 vertèbres présentes, sans compter le sacrum, il est difficile de se prononcer avec précision sur la colonne vertébrale dans son ensemble. À cela s'ajoute le fait que ces 7 vertèbres n'appartiennent pas toutes au même individu. Sur les 4 cervicales présentes, 3, à savoir l'atlas, l'axis et la 5e cervicale, vont avec le crâne décrit ci-dessus, la dernière, qui est la 3e cervicale, provient sans aucun doute d'un individu plus jeune puisqu'il lui manque le disque intervertébral postérieur, ce qui prouve que la suture n'a pas été complètement ossifiée.

Une seule dorsale [thoracique] est présente, et celle-ci a aussi sans aucun doute appartenu à un individu plus jeune.

La colonne lombaire a deux représentants en place, à savoir les 3e et 4e vertèbres, sur la première il manque le processus transverse gauche.

Le sacrum, dont seules les trois premières vertèbres soudées sont en place, ne semble pas provenir de l'individu auquel les deux lombaires précédentes ont appartenu. L'os sacrum présent ne semble pas non plus correspondre correctement aux deux ilions.

Au terme d'un examen minutieux, j'ai l'impression que ce morceau d'os n'a pas atteint sa taille définitive puisque sur une petite cassure de la surface articulaire antérieure [la tête de la première vertèbre sacrée] on observe une ligne de démarcation entre la surface épiphysaire antérieure et le corpus [une ligne épiphysaire], alors qu'autrement on ne voit aucune trace d'ossification incomplète. On trouve en outre une fissure relativement nette ou une espèce de ligne de suture entre quelques vertèbres soudées.

Considérées davantage dans leur généralité, les vertèbres de notre espèce malgache semblent se distinguer par une structure un peu plus élancée et élégante par rapport à l'espèce africaine plus robuste et grande. L'atlas est certes relativement grand mais les processus transverses sont plus arrondis et élancés. L'atlas [il s'agit probablement de l'axis, NDT] a un processus épineux puissant et relativement important. Les processus transverses sont comparativement peu divergents vers l'extérieur, et très minces. Le processus épineux de la dorsale est relativement très grand ; les processus épineux des deux lombaires ont la forme d'une faucille avec la pointe tournée vers l'avant. Aucune différence remarquable n'est par ailleurs à observer sur les éléments présents. Une comparaison plus poussée entre l'espèce malgache et le petit hippopotame libérien serait sans doute d'un grand intérêt mais ne peut être entreprise actuellement faute de matériel.

Le sternum se rétrécit de l'arrière vers l'avant, il possède une surface supérieure concave et une surface inférieure convexe, sur laquelle se dresse une quille [crête sternale] assez basse.

Les extrémités

L'omoplate [scapula] se rapproche davantage par sa forme de *H. amphibius* ; le bord antérieur [crânial] a la forme d'un S régulier, le bord postérieur [caudal] est tranchant et convexe ; la fosse supra-épineuse (*fossa praespinata*) est relativement plus grande que chez *H. amphibius*, l'épine scapulaire et l'acromion sont relativement puissants et élevés. Le bord supérieur ne peut pas être décrit précisément à cause des défectuosités du spécimen.

La face médiale possède juste au-dedans du bord antérieur et du bord postérieur deux crêtes longitudinales arquées où s'insère le muscle [la surface dentelée]. La partie médiane est occupée par une fosse concave [sous-scapulaire] peu profonde, plus large vers le haut.

Les deux humérus ont leur fosse olécrânienne transpercée par un grand foramen ; le tubercule majeur est relativement élevé, la crête deltoïde [tubérosité deltoïdienne] est puissante, le col (*collum anatomicum capitis*) est ébauché sur le côté latéral, le condyle médial est fort.

À l'avant-bras, la séparation entre ulna et radius est plus nette que chez les hippopotames actuels. La soudure aux deux extrémités est légèrement marquée par des sillons nets ou *sulci*, et la partie médiane est percée [ouverte] vers le haut et le bas par des foramens [espaces interosseux].

L'olécrâne est relativement fort, l'incisure trochléaire (*fossa sigmoidea*) forme bien la moitié d'un cercle ; la surface articulaire distale, positionnée obliquement et ayant l'aspect d'une trochlée, est partagée en trois surfaces, concaves de l'intérieur vers l'extérieur et d'arrière en avant en direction transversale, et convexes antéro-postérieurement, avec des crêtes nettes allant dans les mêmes directions [bordé par des crêtes marquées].

Les os du bassin, dont la moitié droite est presque complète, sont relativement un peu plus élancés que chez *H. amphibius*, dont ils sont d'ailleurs plus proches. La fosse iliaque externe [surface glutéale] est très concave dans sa partie supérieure ; la fosse iliaque interne [surface iliaque] est relativement plane, la crête iliaque est en S, le col est relativement court et mince. La cavité cotyloïde (*acetabulum*) n'est pas très profonde, le *limbus acetabuli* [son bord] porte des encoches peu profondes vers l'intérieur et vers l'arrière ; la fosse acétabulaire est très profonde, avec un canal de déversement débouchant directement vers l'arrière. Le trou obturateur (*foramen obturatorium*) [trou obturé] est rond-ovale dans sa partie interne et postérieure, avec des bords tranchants. Les tubérosités ischiatiques sont étirées et élancées, épaissies aux deux extrémités. La crête pubienne [pecten pubien] est très tranchante dans sa partie intérieure. La longueur de la symphyse ne peut être indiquée de façon certaine à cause des défectuosités du spécimen.

Fémur

Le fémur, une fois et demie plus long que le tibia, possède une tête légèrement plus basse que le grand trochanter, comme chez *H. amphibius*. La fosse trochantérienne est large et profonde ; le petit trochanter est insignifiant.

La partie la plus étroite de la diaphyse est située au-dessus de la partie médiane. La ligne âpre [lèvre latérale de la surface âpre] est assez tranchante ; à l'endroit où elle s'incurve en direction du condyle externe, on trouve une profonde fovea [fosse supracondylaire] à l'intérieur de celui-ci.

Quand le fémur est posé verticalement, les deux condyles sont tournés directement vers l'arrière. L'articulation rotulienne est complètement séparée des facettes articulaires condyliennes. La fosse intercondylaire est très profonde ; le condyle interne est beaucoup plus gros que l'externe.

Tibia

Le tibia est bref, la crête tibiale, qui se courbe légèrement vers l'extérieur dans sa partie supérieure, disparaît juste au-dessous de la partie médiane ; les tubérosités tibiales sont munies d'une large incisure ; la malléole interne forme une saillie à peine marquée au-dessous de la limite postérieure proéminente de l'articulation distale [cochlée tibiale].

Calcanéum

Le calcanéum est assez haut, avec une extrémité supérieure divisée en deux tubercules proéminents. Le sustentaculum tali est très puissant. Il y a trois surfaces articulaires pour le talus, celle du milieu, qui repose au fond sur une forte proéminence, forme un angle droit avec la surface articulaire convexe de la malléole externe. La facette articulaire pour le cuboïde est presque plane. Le sillon calcanéen est large.

Astragale

L'astragale [talus] possède la forme bitrochléaire caractéristique du genre ; les surfaces articulaires sont nettes pour les deux malléoles, celle répondant à la malléole externe est la plus grande. La trochlée inférieure est plus large que la supérieure (tibiale), avec sa surface articulaire médiale relativement étroite.

Dimensions

Les chiffres ci-dessous indiquent les dimensions (exprimées en mètres) des différentes parties du

squelette. Les mesures ont été en grande partie prises selon la même méthode que celle qui est présentée dans les « Ossemens fossiles » de Cuvier. Les dimensions données ici diffèrent en partie de celles présentées par Milne Edwards. Il ne saurait pourtant guère y avoir de doute sur l'identité de l'espèce.

Crâne

Longueur totale [condylo-basale] de la surface postérieure du condyle occipital au bord antérieur de l'intermaxillaire : 0,416 m.

Distance entre la pointe de la crête occipitale [acrocranion] et le bord antérieur de l'épine nasale : 0,372.

Largeur entre le bord supérieur de deux orbites : 0,180.

Distance entre les parties les plus proéminentes des arcades zygomatiques [zygion-zygion] : 0,247

L'endroit le plus resserré de la partie de la face au sommet (entre foramen sous-orbitaire et bosse canine) : 0,050.

Largeur de la face au niveau du foramen orbitaire : 0,058.

Largeur de la face, entre la surface la plus extérieure de la tubérosité des deux canines : 0,189.

Hauteur de la face en avant du foramen infra-orbitaire, du bord alvéolaire à la ligne médiane dorsale : 0,099.

Largeur de la boîte crânienne sur la partie la plus étroite entre les deux fosses temporales [au niveau de la constriction post-orbitaire] : 0,085.

Distance maximale entre les deux surfaces les plus extérieures de l'intermaxillaire au sommet [plus grande largeur entre les bords latéraux des os incisifs] : 0,117.

Profondeur maximale de l'os zygomatique, mesurée du côté intérieur de l'arcade zygomatique à l'os pariétal [plus grande largeur de la fosse temporale] : 0,070.

Hauteur du foramen magnum [basion-opisthion] : 0,032.

Largeur du foramen magnum : 0,049.

Mandibule

Largeur entre le bord alvéolaire d'une canine à l'autre : 0,182.

Largeur au niveau du bord alvéolaire des incisives : 0,095.

Distance entre les deux condyles articulaires, mesurée à partir du point le plus extérieur des deux : 0,213.

Distance entre les deux apophyses [processus] coronoïdes : 0,141.

Distance entre l'apophyse coronoïde [processus coronoïde, coronion] et le condyle articulaire sur le même côté : 0,075.

Hauteur de la branche montante, mesurée de l'angle de la mandibule à la pointe la plus extérieure du condyle : 0,191.

Longueur du bord antéro-supérieur, depuis l'alvéole de la canine au point le plus postérieur du *ramus collateralis* c'est-à-dire le bord postérieur [gonion caudal] sur le même côté : 0,345.

Longueur du bord alvéolaire [jugal] : 0,170.

Distance des pointes des deux angles : 0,265.

Longueur de la symphyse [synostose intermandibulaire] : 0,122.

Atlas

Longueur de l'arc supérieur : 0,038.

Longueur de l'arc inférieur : 0,030.

Écart entre la pointe et les deux processus transverses [plus grande largeur aux ailes] : 0,202.

Axis

Longueur du corps (y compris le processus odontoïde [la dent]) : 0,089.

Largeur entre les bords extérieurs des deux facettes articulaires antérieures : 0,110.

Sacrum

Largeur maximale de la surface intérieure [aux ailes du sacrum] : 0,180.

Côtes

Longueur de la plus longue côte : 0,465.

Membre antérieur [thoracique]

Omoplate [scapula]. Hauteur de la scapula, du bord antéro-supérieur de la cavité glénoïde à l'angle supéro-antérieur (scapula gauche) : 0,295.

Du bord postérieur de la cavité glénoïde à l'angle supéro-postérieur (scapula droite) : 0,210.

Longueur du bord supérieur (défectueuse) :
Largeur [plus petite longueur] du col : 0,053.
Longueur de l'épine, du bord scapulaire à son apex [acromion] (environ) : 0,255.
Hauteur de l'épine scapulaire : 0,048.
Longueur de la cavité glénoïde : 0,051.
Largeur de la cavité glénoïde : 0,045.
Hauteur du processus coracoïde mesuré depuis le bord de la cavité glénoïde : 0,036.

Humérus. Longueur de l'humérus (gauche) de la pointe du tubercule majeur (trochiter) au bord inférieur du condyle externe : 0,287.
Diamètre antéro-postérieur [profondeur de l'extrémité proximale] de la tête de l'humérus (y compris le trochiter) : 0,100.
Diamètre transversal : 0,072.
Diamètre de l'extrémité distale, d'un condyle à l'autre : 0,082.
Largeur transversale maximale de la surface articulaire inférieure [trochlée humérale] : 0,056.
Diamètre antéro-postérieur [profondeur] de la partie la plus étroite de la surface articulaire inférieure : 0,034.
Diamètre antéro-postérieur de la partie la plus étroite de l'articulation orbiculaire de la tête : 0,046.
Diamètre transversal de la partie la plus étroite de l'os : 0,033.
Distance de ce point au tubercule majeur : 0,157.

Cubitus [ulna]. Longueur du cubitus [ulna] (gauche) : 0,240
Longueur de la cavité [échancrure] sigmoïde (au milieu) : 0,035.
Longueur de l'olécrâne à partir du bord postérieur de l'articulation : 0,072.
Hauteur [profondeur] maximale de l'olécrâne : 0,057.
Longueur [profondeur] de l'articulation carpienne : 0,028.

Radius. Longueur du radius : gauche 0,176 ; droit 0,178.
Diamètre maximal [grande largeur] de l'articulation humérale : 0,051.
Diamètre minimal de l'articulation humérale : 0,030.
Diamètre maximal de l'articulation carpienne : 0,059.
Diamètre minimal de l'articulation carpienne : 0,042.

Membre postérieur [pelvien]

Bassin. Distance entre les deux crêtes d'un seul et même ilion [entre les tubérosités coxale et sacrée de l'ilium] : 0,245.
Écart entre l'épine externe de l'ilion [épine iliaque ventro-crâniale] et le bord antérieur de la cavité cotyloïde [bord crânial de l'acétabulum] : 0,153.
Largeur minimale du col : 0,057.
Diamètre de la cavité cotyloïde [acétabulum] : 0,051.
Distance entre le bord postérieur de la cavité cotyloïde et l'extrémité supérieure du tubercule ischial, ce dernier est brisé : env. 0,120.
Distance entre le bord inférieur de l'acétabulum et l'extrémité antérieure de la symphyse pubienne : 0,115.
Longueur de la symphyse, probablement autour de : 0,130.
Longueur du trou obturateur [obturé] : 0,096.
Largeur du même : 0,070.
Distance entre l'extrémité postérieure de la symphyse pubienne [ischiatique] et l'extrémité inférieure de la tubérosité ischiale env. 0,09 à 0,10.
Distance entre les extrémités supérieure et inférieure de la tubérosité ischiale : [aucune indication, NDT].
Distance entre la partie la plus postérieure de la tubérosité ischiale et le sommet de la crête iliaque : 0,430.

Fémur (gauche). Longueur du fémur, du sommet de la tête au bord inférieur du condyle interne : 0,345.
Largeur proximale maximale, du point le plus saillant de la tête au point le plus saillant du grand trochanter : 0,104.
Diamètre de la tête : 0,050.
Largeur distale maximale entre les deux condyles : 0,086.
Distance entre le bord postérieur du condyle interne et l'angle antérieur de la surface articulaire [tubercule de la trochlée fémorale] : 0,113.

Distance entre le bord postérieur du condyle externe et l'angle antéro-externe de la surface articulaire [sommet de la lèvre latérale de la trochlée] : 0,091.

Longueur médiane de la surface articulaire pour la rotule [trochlée fémorale] : 0,059.

Largeur de celle-ci : 0,049.

Diamètre transversal de la partie la plus étroite du fémur : 0,039.

Tibia (droit). Longueur du tibia, du milieu de l'extrémité proximale au milieu de l'extrémité distale : 0,225.

Diamètre transversal de l'extrémité proximale : 0,089.

Diamètre antéro-postérieur entre les deux facettes articulaires [condyles tibiaux] : 0,062.

Diamètre transversal de l'extrémité distale : 0,057.

Diamètre antéro-postérieur au milieu : 0,036

Extension de la malléole interne vers le bas : 0,015.

Diamètre transversal de la partie la plus étroite de l'os : 0,035.

Calcanéus (3 calcanéus, deux droits, un gauche). Longueur du calcanéus : 0,117.

Longueur de la partie proéminente postérieure [hauteur de la tubérosité] : 0,070.

Hauteur de la plus grande des facettes articulaires pour l'astragale [plus grande facette talienne] : 0,025.

Largeur de celle-ci : 0,042.

Longueur et largeur de la plus petite facette pour l'astragale : 0,023 × 0,011.

Longueur et largeur de la facette pour le cuboïde : 0,034 × 0,017.

Afin de mieux éclairer les rapports de cette espèce malgache avec les deux représentants existants de la famille des Hippopotamidae, je vais maintenant donner un bref aperçu des particularités propres à cette espèce, qui contrastent ou qui sont communes avec les espèces africaines existantes.

A. Particularités propres

1. Le profil supérieur du crâne descend de la boîte crânienne jusqu'à son extrémité antérieure.
2. La largeur de la partie la plus étroite de la boîte crânienne dépasse considérablement la largeur de la partie la plus étroite de la face.
3. Le champ presque plan entre les deux orbites, situé juste un peu plus bas que celles-ci.
4. La séparation plus marquée entre ulna et radius.
5. La différence absolue de taille par rapport aux deux espèces existantes.

B. Analogies avec Hippopotamus amphibius *L.*

1. La longueur de la partie faciale par rapport à la longueur du crâne entier : chez *H. amphibius* 9/15, chez notre espèce 9/16, chez l'hippopotame du Libéria 1/2.
2. L'os lacrymal est en contact avec l'os nasal (ce n'est pas le cas chez *Ch. liberiensis*).
3. L'échancrure du bord antérieur des os intermaxillaires (entre les deux incisives intérieures I1/).
4. La convergence vers l'avant des rangées dentaires supérieures.
5. La formule dentaire : le nombre des dents définitives de l'espèce malgache et du grand hippopotame africain est le même : 2-2, 1-1, 3-3, 3-3 en haut et 2-2, 1-1, 2-2, 3-3 en bas puisque la première prémolaire inférieure [en fait la P/2] est tombée à un stade précoce. Chez *Choeropsis liberiensis*, nous avons en revanche : 2-2, 1-1, 4-4, 3-3 et 1-1, 1-1, 4-4, 3-3.
6. La pointe de la canine supérieure ne descend pas aussi bas que la base de la canine inférieure [n'atteint pas la base clinique de la canine inférieure].
7. La largeur maximale aux arcades zygomatiques est située en arrière de l'os zygomatique, au niveau du foramen ovale.

C. Analogies avec Choeropsis liberiensis *Morton*

1. Le rapport entre la largeur des parties les plus proéminentes des arcades zygomatiques et la largeur de l'extrémité antérieure de la face.
2. Le cercle osseux autour de l'orbite pas entièrement ossifié ; l'espace ouvert est cependant beaucoup plus petit que chez *Ch. liberiensis*.
3. La présence de sinus frontaux.
4. La distance entre les deux angles de la mâchoire inférieure est beaucoup plus importante que la largeur de la mandibule au niveau des canines.

À en juger par ces particularités, il convient d'admettre que l'espèce malgache occupe une position intermédiaire entre les deux espèces existantes, mais ce de telle façon qu'elle reste plus proche de *H. amphibius*. La taille qu'elle aurait vraisemblablement eue de son vivant ne fait que corroborer cette hypothèse. C'est à partir du crâne que j'ai avancé une estimation tout approximative de la taille. Il représente environ 1/5 de la longueur totale de l'animal chez les deux espèces vivantes. Puisque cette espèce subfossile – qui devait vivre encore il n'y a pas très longtemps, comme nous allons le voir – appartient à la faune post-tertiaire, nous sommes ici aussi en droit d'admettre raisonnablement que le crâne y représentait environ 1/5 de sa longueur totale, qui serait alors de 2,080 m, soit environ un peu moins de 7 pieds. Si nous posons en principe que la taille moyenne du grand hippopotame africain est de 11 pieds et celle du petit hippopotame libérien de 5 à 6 pieds, nous pouvons déduire que l'espèce malgache, de par sa taille, se situe presque à mi-chemin des deux espèces vivantes, ou peut-être plus près de *Ch. liberiensis*. Comme Milne Edwards l'avait déjà mentionné dans sa notice sur la découverte de Grandidier, les restes osseux de cet hippopotame avaient été trouvés avec des ossements provenant d'oiseaux géants malgaches *Aepyornis*, ce qui a été vérifié grâce aux fragments donnés par le Dr Guldberg dont nous avons parlé plus haut.

Il est évidemment difficile de dire exactement dans quelle mesure cet hippopotame malgache aurait existé à une époque où l'île commença à se peupler. Mais cela ne semble pas du tout invraisemblable. Je ne saurais passer sous silence une légende, rapportée dans la conférence du Dr Borchgrevink sur cette découverte, qui raconte qu'un monstre, appelé Lalimèna, aurait vécu dans les temps anciens. Vaincre cette bête et lui dérober ses cornes (peut-être ses défenses) était considéré comme le plus grand des exploits. Sans vouloir m'aventurer dans des raisonnements spéculatifs, je veux cependant mentionner ce dernier point en liaison avec ce qui précède.

Concernant la désignation, les raisons de donner à cette forme subfossile le nom spécifique *madagascariensis* sont tout aussi bonnes que celles qu'avait Grandidier lorsqu'il proposait celui de *lemerlei*, nom qui n'indique rien quant à son habitat géographique, alors que c'est ce qui a été considéré comme le plus utilisable pour la désignation des espèces, aussi bien dans le cas de la plupart des espèces fossiles que dans celui de la plus petite des deux espèces vivantes (cf. *Journal nat. Science in Philadelphia*, vol. I, 1850 : 236).

Fin de la traduction.

COMMENTAIRE TAXONOMIQUE

À la lecture de son article, il apparaît clairement que Guldberg n'a jamais eu l'intention de définir une espèce nouvelle ; il souhaitait donner une description détaillée de *H. lemerlei*, espèce définie très brièvement et sans illustration en 1868 par A. Grandidier, mais dont la dénomination ne lui convenait pas. Il a tout simplement proposé le nom nouveau *H. madagascariensis*. Pour Guldberg, il n'existait qu'une seule espèce de petit hippopotame malgache.

Étudiant un important matériel provenant d'Ambolisatra, A. Grandidier & Filhol (1894) ont été les premiers à penser qu'il y avait dans l'Holocène malgache deux petites espèces d'hippopotames, *H. lemerlei* et *H. leptorhynchus*. Stuenes (1989) a considéré qu'il s'agissait d'un dimorphisme sexuel et a mis en synonymie *H. leptorhynchus* et *H. lemerlei.*

Major (1896, 1902) estimait qu'il pouvait y avoir jusqu'à trois ou quatre espèces d'hippopotames malgaches. Quand en 1902 il a décrit du matériel nouveau découvert à Sirabé et spécifiquement distinct de *H. lemerlei,* il l'a rapporté à *H. madagascariensis*, et le fait qu'il provenait du même gisement que l'hippopotame de G. A. Guldberg a probablement contribué à cette identification. Comme Jully (1898 : 1176) et G. Grandidier (1905a : 124) l'indiquent clairement, Sirabé est synonyme d'Antsirabé ; remarquons incidemment que ce site ne doit pas être confondu avec « Tsiravé » ou « Siravé », autre gisement à subfossiles de la vallée de Mangoky, dans la Province de Tuléar.

Dès 1905, G. Grandidier (1905a, b) posait la question de la valeur des dénominations scientifiques des hippopotames malgaches. Par la suite, du fait de l'inaccessibilité linguistique de la description

originelle de *H. madagascariensis*, la plupart des auteurs ultérieurs ont cru (à l'instar de Major) que Guldberg avait décrit une espèce nouvelle, mais ont estimé qu'en fait il n'y avait pas lieu de distinguer celle-ci de *H. lemerlei*. Ainsi à la fin du XIXe siècle et tout au long du XXe, nombreux sont ceux (Joleaud 1920, 1923; Depéret 1921; Lavauden 1931; Arambourg 1948; Furon 1949; Hooijer 1942, 1950; Cooke & Coryndon 1970; Coryndon 1977) qui ont considéré que les deux espèces malgaches étaient synonymes, certains préférant la désigner *lemerlei* et d'autres *madagascariensis*.

Dans sa révision, Stuenes (1989) a estimé pour sa part que les deux petites formes d'hippopotames de Madagascar sont deux espèces bien distinctes, au moins au niveau du crâne et de la mandibule; de même, Faure & Guérin (1990), qui ont disposé d'un matériel abondant, les ont clairement distinguées au niveau du squelette post-crânien. Un consensus s'est établi parmi les auteurs ultérieurs (Harris 1991; Groves & Grubb 1993; Oliver 1995; Grubb 2005) pour admettre la validité des deux espèces. Récemment, Boisserie (2007, 2008), Weston & Lister (2009) et Van der Geer *et al.* (2010) ont adopté la même opinion.

Une autre source de confusions tient au fait que les spécimens attribués à *H. madagascariensis* sont beaucoup plus rares que ceux attribués à *H. lemerlei*, et que les deux espèces peuvent être sympatriques.

Stuenes, en tant que suédophone, était la plus à même de pouvoir comprendre ce texte en riksmaal, et son importante révision de 1989 aurait pu lui permettre de clarifier la situation, mais elle n'a pas retrouvé à Oslo le crâne ni la mandibule du spécimen décrit par Guldberg, n'a pas tenu compte du squelette post-crânien, et n'a pas compris qu'il ne s'agissait pas d'une espèce nouvelle. Elle attribuait par ailleurs (Stuenes 1989: 262) la mandibule de Fompona près de Mananjary, qui constitue l'holotype de *H. laloumena*, à un gros spécimen de *H. lemerlei*, montrant ainsi qu'elle surestimait largement l'amplitude de la variabilité individuelle chez cette dernière espèce, variabilité qu'un très abondant matériel post-crânien nous a permis d'appréhender (Faure & Guérin 1990). Récemment Weston & Lister (2009) ont considéré que *H. laloumena* entrait dans les limites de variabilité de *H. amphibius*, mais Faure *et al.* (2010) viennent de montrer qu'il n'en est rien.

Notre étude en cours des Hippopotamidae de la grotte d'Anjohibé, dans le cadre de la « Mission archéologique et paléontologique dans la Province de Mahajanga » (MAPPM), dirigée par D. Gommery (Gommery *et al.* 2009), nous a permis d'étudier un grand nombre de spécimens et de commencer la révision taxonomique des hippopotames malgaches. Ce travail a pu être réalisé grâce à l'étude de grandes collections paléontologiques, entre autres celles du Natural History Museum de Londres et de la Faculté des Sciences d'Antananarivo, et surtout celles du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, où la collection Grandidier, restée pour l'essentiel en caisses pendant près d'un siècle, a été récemment rendue accessible.

Notre étude nous permet d'affirmer que les spécimens étudiés par Guldberg appartiennent effectivement à *H. lemerlei*. Nous nous fondons pour cela aussi bien sur des caractères qualitatifs que quantitatifs. Stuenes (1989) avait retenu 12 caractères permettant de distinguer *H. lemerlei* de la deuxième espèce malgache. Pour faciliter notre exposé, puisque de toute façon *H. madagascariensis* doit être invalidé en tant que nom de remplacement, nous proposons de nommer cette deuxième espèce *H. guldbergi* n. sp., comme nous le développons plus loin.

Au niveau du crâne et des dents: 7 de ces caractères sont donnés dans le texte de Guldberg ou observables sur ses deux planches:

– un plus grand allongement de la face par rapport à la partie post-orbitaire chez *H. lemerlei*; notre Figure 3 est un diagramme de dispersion de la distance du bord antérieur de l'orbite à l'avant de l'os incisif, en fonction de la distance du bord postérieur de l'orbite à la protubérance occipitale externe. Le crâne décrit par Guldberg (les deux variables ont été mesurées sur sa planche I [Fig. 1]) se place parmi les *H. lemerlei*, que nous avons nous-mêmes mesurés, ainsi d'ailleurs que les spécimens de *H. guldbergi* n. sp.;

– l'orbite est plus haute que large chez *H. lemerlei*; ce qui s'observe sur la planche I de Guldberg (Fig. 1);

– la bordure sus-orbitaire est plus épaisse chez *H. lemerlei* ; elle semble relativement mince sur la planche I de Guldberg (Fig. 1) ;
– l'orientation du biseau d'usure des incisives est horizontale chez *H. guldbergi* n. sp., mais oblique chez *H. lemerlei* ; Guldberg la donne comme oblique ;
– le sillon postérieur de la canine supérieure est absent ou indistinct chez *H. lemerlei* ; Guldberg indique qu'il est net ;
– les rangées dentaires supérieures sont convergentes vers l'avant chez *H. guldbergi* n. sp., parallèles ou divergentes chez *H. lemerlei* ; elles sont clairement parallèles sur la planche II de Guldberg (Fig. 2).

En dehors du sillon postérieur de la canine supérieure (pas observable sur les deux illustrations de Guldberg) et peut-être de l'épaisseur de la bordure sus-orbitaire, les caractères énoncés par Stuenes (1989) font du crâne décrit et figuré par Guldberg un *H. lemerlei*. Nous ajouterons que dans ses deux néodiagnoses, Stuenes précise (pp. 244 et 250) que le bord antérieur de l'orbite est au-dessus du milieu de M2/ chez *H.* « *madagascariensis* » et au-dessus de M3/ chez *H. lemerlei*. La planche I de Guldberg (Fig. 1) montre qu'il est au-dessus de M3/ chez son spécimen.

La véritable identité du spécimen décrit par Guldberg est démontrée aussi par son squelette post-crânien : parmi les nombreuses mesures que donne Guldberg, certaines sont prises de la même façon que celles que nous avons effectuées sur de nombreux restes d'hippopotames actuels et fossiles (Faure 1983, 1985). Nous donnons à titre d'exemple deux diagrammes de dispersion montrant comment le spécimen de Guldberg se situe par rapport aux petites espèces subfossiles de Madagascar que nous avons nous-mêmes mesurées, et qui se distinguent parfaitement, notamment par les proportions bien différentes de leurs os longs et de leurs métapodes (Faure & Guérin 1990, et données non publiées sur le site d'Anjohibé). La figure 4 est un diagramme de dispersion de la longueur de l'humérus en fonction de son diamètre transversal distal. Les deux nuages de points correspondant respectivement à *H. lemerlei* et *H. guldbergi* n. sp. sont bien distincts et ne se chevauchent absolument pas ; le spécimen de Guldberg se place parfaitement dans le nuage de *H. lemerlei*. On remarquera au passage que cette dernière espèce est représentée par un nombre d'individus beaucoup plus élevé que *H. guldbergi* n. sp. La Figure 5, qui est un diagramme de dispersion de la longueur du radius en fonction de son diamètre transversal proximal, permet les mêmes observations. Rappelons que l'article de Guldberg ne laisse aucun doute sur l'appartenance de l'humérus et du radius au même individu que le crâne.

STATUT D'*HIPPOPOTAMUS MADAGASCARIENSIS* GULDBERG, 1883 ET DÉFINITION DE LA NOUVELLE ESPÈCE *HIPPOPOTAMUS GULDBERGI* N. SP.

Hippopotamus madagascariensis Guldberg, 1883, étant un nom de remplacement, ne peut être employé et doit être invalidé en vertu des articles 59 et 60 du Code international de nomenclature zoologique (CINZ 1999).

Stuenes (1989) avait désigné comme lectotype de *H. madagascariensis* le crâne et la mandibule du spécimen étudié par G. A. Guldberg, n° 6153 du Zoologisk Museum d'Oslo, tout en précisant qu'ils ne sont plus ni dans les collections du Zoologisk Museum ni dans celles du Paleontologisk Museum, où subsistent cependant les restes post-crâniens décrits par G. A. Guldberg.

Hippopotamus madagascariensis et *Hippopotamus lemerlei* ont en fait le même type porte-nom, le lectotype de *H. lemerlei* désigné en 1989 par Stuenes, à savoir le spécimen MNHN IP 1414 (1911-12), figuré par A. Grandidier & Filhol en 1894, planches VII-IX et XIII, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Nous proposons de remplacer *H. madagascariensis* Guldberg,1883 par *H. guldbergi* n. sp.

Genre *Hippopotamus* Linnaeus, 1758

Espèce ***Hippopotamus guldbergi*** n. sp.

Synonymie simplifiée :

Non *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 (nom de remplacement injustifié pour *H. lemerlei* A. Grandidier, 1868).

Hippopotamus lemerlei – A. Grandidier & Filhol 1894: pl. X (pars). — Hooijer 1942: 281 (pars). — Arambourg 1948: 162 (pars). — Hooijer 1950: 29 (pars). — Cooke & Coryndon 1970: 169 (pars). — Coryndon, 1977: 70, fig. 6 (pars).

Hippopotamus madagascariensis – Major 1896: 976; 1902: 193-197, pl. XII. — G. Grandidier 1905a: 124; 1905b: 48. — Joleaud 1920: pl. I (pars); 1923: 117 (pars). — Depéret 1921: 164 (pars). — Stuenes 1989: 250. — Faure & Guérin 1990: 1300. — Boisserie 2008: 3p. — Weston & Lister 2009: 85-86.

Hexaprotodon madagascariensis – Harris 1991: 31.

Matériel type. — Nous proposons comme holotype d'*Hippopotamus guldbergi* le crâne et la mandibule de Sirabé (Antsirabé) figurés par Major (1902: pl. XII et texte-fig. 3) et conservés au Natural History Museum de Londres en tant qu'éléments du squelette monté n° M 8153.

Étymologie. — En hommage à G. A. Guldberg auquel, depuis 1902, à la suite de Major, toute la communauté paléontologique internationale attribue la deuxième espèce d'hippopotame subfossile malgache. G. A. Guldberg a été le premier à montrer toute l'importance du gisement d'Antsirabé, le premier également à donner une description détaillée et illustrée d'un *H. lemerlei* Grandidier, 1868. En proposant en 1883 un nom de remplacement à cette espèce, il a involontairement leurré ses successeurs qui ne maitrisaient pas le riksmaal et ainsi ouvert la voie qui allait mener à la reconnaissance d'une deuxième espèce de petit hippopotame dans l'Holocène de Madagascar.

Localité type et étage type. — Dépôts superficiels holocènes dans les marécages d'Antsirabé (= Sirabé), province d'Antananarivo.

Diagnose. — Pour ce qui concerne le crâne et la mandibule, nous reprenons en la modifiant la diagnose de *H. madagascariensis* proposée par Stuenes (1989: 250). Hippopotame relativement petit. Crâne plutôt robuste; bordure sus-orbitaire mince; orbite à peu près aussi haute que large ou plus large que haute; bord rostral de l'orbite au-dessus du milieu de M2/; processus jugal situé au-dessus de la partie supérieure de M3/; fosse glénoïdale assez longue et étroite; incisives avec biseau d'usure apical; les rangées dentaires supérieures convergent rostralement; la distance entre la partie dorsale du biseau d'usure de la canine et le bord alvéolaire est courte; sillon caudal sur les canines supérieures bien marqué; mandibule robuste, avec les angles caudo-latéraux très écartés l'un de l'autre; la partie rostrale de la base de la synostose intermandibulaire est nettement courbée vers le haut.

Par rapport à *H. amphibius*, la taille générale est bien plus faible; le radius et le tibia sont relativement longs,

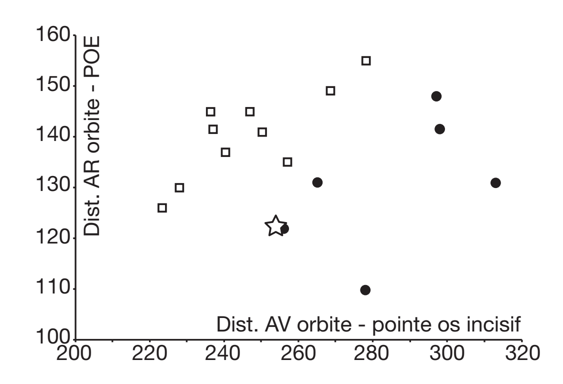


Fig. 3. — Diagramme de dispersion de la distance (en mm) du bord antérieur de l'orbite (AV orbite) à l'avant de l'intermaxillaire (pointe os incisif), en fonction de la distance (en mm) du bord postérieur de l'orbite (AR orbite) à la protubérance occipitale externe (POE) pour *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 (●), *H. guldbergi* n. sp. (□) et le spécimen de Guldberg 1883 (☆).

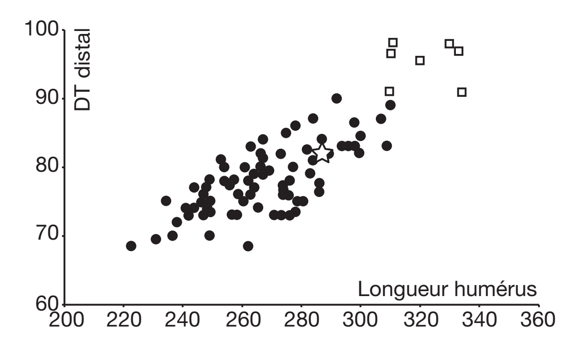


Fig. 4. — Diagramme de dispersion de la longueur (en mm) de l'humérus en fonction de son diamètre (en mm) transversal (DT) distal pour *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 (●), *H. guldbergi* n. sp. (□) et le spécimen de Guldberg 1883 (☆).

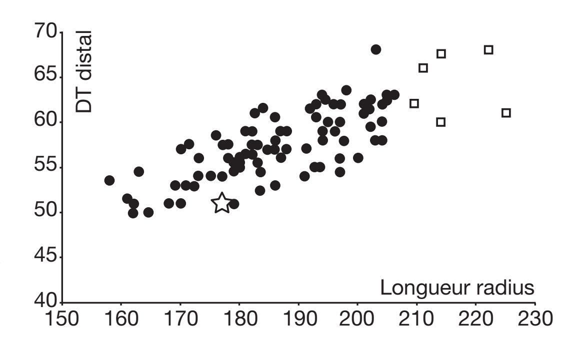


Fig. 5. — Diagramme de dispersion de la longueur (en mm) du radius en fonction de son diamètre (en mm) transversal (DT) proximal pour *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 (●), *H. guldbergi* n. sp. (□) et le spécimen de Guldberg 1883 (☆).

tandis que l'humérus et le fémur sont courts; la main se distingue par la brièveté de son Mc III et l'allongement du Mc IV; le pied se caractérise par des Mt II et III courts, et un Mt IV long. Par rapport à *H. lemerlei* la taille générale est un peu plus forte; le tibia, le Mc IV et le Mt IV sont longs, alors que le fémur, le Mc III, le Mt II et le Mt V sont plus courts.

Gisements ayant livré *Hippopotamus guldbergi* n. sp.

Jusqu'à présent, nous avons pu reconnaître *H. guldbergi* n. sp. dans le gisement d'Ambolisatra, Province de Tuléar (collection A. Grandidier, conservée au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), dans le gisement d'Antsirabé ou Sirabé, Province d'Antananarivo (matériel conservé dans les collections du Natural History Museum de Londres, du Museum für Naturkunde de l'Université von Humboldt de Berlin, du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris), et à Morarano près d'Antsirabé (matériel conservé dans les collections de l'Université d'Antananarivo). Le Muséum d'Histoire naturelle de Grenoble possède un crâne et une mandibule étiquetés « Razafindrafahitra 1929 » de la collection Louis Lavauden (Lavauden 1931). Nous ne savons pas si Razafindrafahitra est un nom de gisement, il pourrait être aussi le nom d'une personne. En effet le patronyme n'est pas rare, L. Lavauden a séjourné à Madagascar de 1928 à 1935 et à la même période, Lamberton (1936) indique que son préparateur se nommait ainsi, il pourrait donc s'agir de la même personne.

Hippopotamus guldbergi n. sp. se trouve aussi parmi du matériel sans provenance précise, notamment celui très abondant récolté en 1929 par E. I. White (1930) dans la Province de Tuléar, peut-être à Ampoza, à Lamboharana et/ou à Itàmpolové (Itampolo-bé, près de Lamboharana) ; cette collection est conservée également à Londres.

E. M. Weston (site web du Natural History Museum de Londres : http://www.nhm.ac.uk/nature-online/species-of-the-day/evolution/hippopotamus-madagascariensis/evolution/index.html) attribue à « *H. madagascariensis* » les hippopotames d'Anjohibé (Province de Mahajanga) ; notre étude de ce matériel, actuellement en cours, ne confirme pas cette attribution.

Hippopotamus lemerlei est sympatrique de *H. guldbergi* n. sp. dans la quasi-totalité des gisements de ce dernier, notamment Ambolisatra et Antsirabé qui sont les localités types respectives de ces deux espèces. Nos observations contredisent donc sur ce point l'affirmation de Stuenes (1989 : 260) quant à leur répartition géographique différente.

Remerciements

Nous tenons à remercier en premier lieu Dominique Gommery et Béby Ramanivosoa qui nous ont confié l'étude des Hippopotamidae découverts par la Mission archéologique et paléontologique dans la Province de Mahajanga. Nous remercions également Pascal Tassy et Claire Sagne grâce à qui nous avons pu disposer de la collection Grandidier au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Alan Gentry et Andy Currant pour les collections du Natural History Museum de Londres et Philippe Candegabe du Muséum d'Histoire naturelle de Grenoble. Nous sommes reconnaissants envers Armand Rasoamiaramanana, responsable du Département de Paléontologie, et Gisèle Randria, alors responsable du Département d'Anthropologie, de nous avoir donné accès aux collections de la Faculté des Sciences de l'Université d'Antananarivo. Nous remercions enfin nos rapporteurs Annemarie Ohler, Yves Lignereux et un rapporteur anonyme pour leur relecture minutieuse et leurs commentaires constructifs.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Arambourg C. 1948. — *Mission scientifique de l'Omo 1932-1933. Géologie-Anthropologie*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1, III: 231-562.

Barone R. 1996. — *Anatomie comparée des mammifères domestiques*, tome 1, Ostéologie. Vigot, Paris, 3e éd., 761 p.

Boisserie J. R. 2007. — 8. Family Hippopotamidae, *in* Prothero D. R. & Ross S. E. (eds), *The Evolution of Artiodactyls*. The John Hopkins University Press, Baltimore: 106-119.

Boisserie J. R. 2008. — *Hippopotamus lemerlei* (3 p.) et *Hippopotamus madagascariensis* (3 p.) in *The IUCN Red List of Threatened Species* <www.iucnredlist.org>.

CINZ 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London, xxix + 306 p.

Cooke H. B. S. & Coryndon S. C. 1970. — Pleistocene mammals from the Kaiso Formation and other related

deposits in Uganda, *in* LEAKEY L. S. B. & SAVAGE R. J. G. (eds), *Fossil Vertebrates of Africa*, vol. 2. Academic Press, London: 107-224.

CORYNDON S. C. 1977. — The taxonomy and nomenclature of the Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) and a description of two new fossil species. I – The nomenclature of the Hippopotamidae. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, B, 80 (2): 61-71.

DEPÉRET C. 1921. — La phylogénie des Hippopotames. *Bulletin de la Société géologique de France* 4, 21: 163-165.

FAURE M. 1983. — *Les Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) d'Europe occidentale*. Thèse Doctorat 3e cycle Paléontologie Université Claude Bernard-Lyon I, n° 1367, 233 p. (inédit).

FAURE M. 1985. — Les hippopotames quaternaires non-insulaires d'Europe occidentale. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 23: 13-79.

FAURE M. & GUÉRIN C. 1990. — *Hippopotamus laloumena* nov. sp., la troisième espèce d'hippopotame holocène de Madagascar. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 310: 1299-1305.

FAURE M., GUÉRIN C., GENTY D., GOMMERY D. & RAMANISOVOA B. 2010. — Le plus ancien hippopotame fossile (*Hippopotamus laloumena*) de Madagascar (Belobaka, Province de Mahajanga). *Comptes Rendus Palévol* 9: 155-162.

FURON R. 1949. — Notes sur la paléogéographie de Madagascar. *Mémoires de l'Institut scientifique de Madagascar* D I: 69-80.

GOMMERY D., RAMANIVOSOA B., SÉNÉGAS F., RANDRIANANTENAINA H., KERLOC'H P., GUÉRIN C. & FAURE M. 2009. — Les dernières avancées scientifiques sur les subfossiles du Nord-Ouest de Madagascar. *XXIIe colloque de la Société francophone de Primatologie*, «Mondes de primates et biodiversité. Du wadilemur au gorille», Liège (21-23 octobre 2009), résumés p. 32.

GRANDIDIER A. 1868. — Sur les découvertes zoologiques faites récemment à Madagascar. *Annales des Sciences naturelles*, 5 Zoologie et Paléontologie X: 375-378.

GRANDIDIER A. & FILHOL H. 1894. — Observations relatives aux ossements d'hippopotames trouvés dans le marais d'Ambolisatra à Madagascar. *Annales des Sciences naturelles* 16: 151-190.

GRANDIDIER G. 1905a. — Les animaux disparus de Madagascar, gisements, époques et causes de leur disparition. *Revue de Madagascar* 7: 111-128.

GRANDIDIER G. 1905b. — Recherches sur les lémuriens disparus et en particulier sur ceux qui vivaient à Madagascar. *Nouvelles Archives du Muséum* 4, VII: 144 p.

GROVES C. P. & GRUBB P. 1993. — The suborder Suiformes, *in* OLIVER W. L. R. (ed.), *Pigs, Peccaries and Hippos*. IUCN, Chicago: 1-4.

GRUBB P. 2005. — Order Artiodactyla, Family Hippopotamidae, *in* WILSON D. E. & REEDER D. M. (eds), *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*, Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 644-645.

GUÉRIN C. 2002. — Les grands Mammifères de Madagascar. *Afrique : Archéologie et Arts* 1-2001: 83-100.

GULDBERG G. A. 1883. — Undersøgelser over en subfossil flodhest fra Madagascar. *Christiania Videnskabsselskab forhandlinger* 6: 1-24 (en riksmaal).

HARRIS J. M. 1991. — Family Hippopotamidae, *in* HARRIS J. M. (ed.), *Koobi Fora Research Project* vol. 3, *The Fossil Ungulates: Geology, Fossil Artiodactyls, and Palaeoenvironnments*. Clarendon Press, Oxford: 31-85.

HOOIJER D. A. 1942. — On the nomenclature of some fossil hippopotami. *Archives néerlandaises de Zoologie* VI, 2-3: 279-282.

HOOIJER D. A. 1950. — The fossil Hippopotamidae of Asia, with notes on the recent species. *Zoologische Verhandelingen* 8, 124 p.

JOLEAUD L. 1920. — Contribution à l'étude des hippopotames fossiles. *Bulletin de la Société géologique de France* 4, XX: 13-26.

JOLEAUD L. 1923. — Sur les Hippopotames subfossiles de Madagascar et sur les connexions géographiques récentes de la Grande Île avec le continent africain. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 176: 117-120.

JULLY A. 1898. — Les tourbières d'Antsirabé et les animaux disparus de Madagascar. *Notes, Reconnaissances et Explorations*, Tananarive: 1175-1183.

LAMBERTON C. 1936. — Fouilles paléontologiques faites en 1936. *Bulletin de l'Académie malgache*, Tananarive, t. XIX, Nouvelle Série: 1-19.

LAVAUDEN L. 1931. — Animaux disparus et légendaires de Madagascar. *Revue Scientifique*, 23 mai 1931, Paris: 1-12.

MAJOR C. J. F. 1896. — On the general results of a Zoological expedition to Madagascar in 1894-96. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 971-981.

MAJOR C. J. F. 1902. — Some account of a nearly complete skeleton of *Hippopotamus madagascariensis* Guld., from Sirabé, Madagascar, obtained in 1895. *Geological Magazine* IX, 455: 193-199.

MILNE EDWARDS A. 1868. — Sur des découvertes zoologiques faites récemment à Madagascar par M. Alfred Grandidier. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 67: 1165-1167.

OLIVER W. L. R. 1995. — Taxonomy and conservation status of the Suiforms – An overview. *Ibex Journal of Mountain Ecology* 3: 3-5.

SCHALLER O. (ed.) 2007. — *Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature*. Enke-Thieme Publishing Group, Stuttgart, 2e éd., 625 p.

Stuenes S. 1989. — Taxonomy, habits and relationships of the subfossil Madagascan Hippopotami *Hippopotamus lemerlei* and *H. madagscariensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9, 3: 241-268.

Van der Geer A. A. E., Lyras G., De Vos J. & Dermitzakis M. 2010. — *Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands*. Wiley-Blackwell, Chichester, 479 p.

Weston E. M. & Lister A. M. 2009. — Insular dwarfism in hippos and a model for brain size reduction in *Homo floresiensis*. *Nature* 459: 85-89 + supplementary discussion, 34 p.

White E. I. 1930. — Fossil Hunting in Madagascar. *Natural History Magazine* 15, II: 209-235.

Soumis le 18 février 2010 ;
accepté le 17 septembre 2010.